ESTUDIOS ECOLOGICOS EN EL PARAMO DE CRUZ VERDE, COLOMBIA. III. LA BIOMASA DE TRES ASOCIACIONES VEGETALES Y LA PRODUCTIVIDAD DE *CALAMAGROSTIS EFFUSA* (H. B. K.) STEUD. Y *PAEPALANTHUS COLUMBIENSIS* RUHL. EN COMPARACION CON LA CONCENTRACION DE CLOROFILA

Por

HERNÁN CARDOZO G. y MARIE-LUISE SCHNETTER *

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

INTRODUCCION

La productividad de una asociación vegetal depende entre otros de diferentes elementos ecológicos, temperatura, humedad, radiación solar y elementos minerales del suelo, factores medio-ambientales que influyen sobre cualquier vegetación. Como los factores ecológicos varían según la región geográfica y el medio geológico que constituyen la capa vegetal, es de esperar distinta productividad para las diferentes comunidades vegetales.

La mayoría de las investigaciones relacionadas con este tema se han realizado en las zonas templadas de la tierra, en tanto que se dispone de poca información respecto al trópico. En esta zona la selva húmeda tropical llamó la mayor atención (para un resumen de la bibliografía, véase DE LAS SALAS 1973). En cambio existen sólo escasos trabajos relacionados con la productividad de las asociaciones vegetales de las altas montañas tropicales. Para la región paramuna, estudiada en el trabajo presente, deben destacarse las investigaciones de VARESCHI (1951, 1953) en los páramos de Venezuela.

Este estudio de la productividad en el Páramo de Cruz Verde se llevó a cabo entre agosto de 1970 y diciembre de 1971. Se escogieron las asociaciones vegetales de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*, de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* y de *Diplostephium revolutum* degradada que crecen sobre suelo con diferente humedad (R. SCHNETTER, LOZANO-C., M. L. SCHNETTER y CARDOZO G. 1975, LOZANO-C. y R. SCHNETTER 1975). De las asociaciones en total sólo se determinó la biomasa, mientras se estudiaba la productividad más en detalle con dos especies escogidas: *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis* (figura 1).

---

* Dirección actual: Botanisches Institut, 63 Giessen, Alemania.

La determinación de la productividad se realiza generalmente por el método de cosecha (LIETH 1962) también usado en este caso. Pero al lado de éste existen numerosos métodos indirectos. En comparación con el método arriba mencionado se utilizó además la determinación del contenido de clorofila empleado por BRAY (1962) con éxito en sus trabajos.

METODOS

Para la determinación de la biomasa total se utilizó el método de cosecha (STEUBING 1965). Las parcelas usadas para la recolección de las partes aéreas tenían un área de 1 m², en cada una de las tres asociaciones vegetales estudiadas. Se hicieron cinco determinaciones paralelas. El material cosechado se clasificó en tres grupos: plantas leñosas, hierbas y musgos. El peso de cada uno de los grupos se determinó por separado. Para la determinación del peso seco se deshidrataron las muestras a una temperatura de 105° C. Sobre las parcelas usadas en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* no se desarrollaron ejemplares adultos de *Espeletia grandiflora*. Para incluir la biomasa de esta especie a la biomasa total de la asociación, se determinó el peso seco de un individuo de tamaño promedio. Además se contaron todos los ejemplares bien desarrollados de *Espeletia grandiflora* sobre un área de 100 m². De estos datos se calculó la biomasa de los frailejones a la cual se sumó la biomasa determinada sobre las parcelas investigadas. Una gran parte de las hierbas cosechadas ya estaba muerta pero aún no descompuesta. Para conocer el porcentaje de plantas verdes en relación con la masa total de las hierbas, se separaron porciones de material vivo y muerto de una parte del total y se determinaron los pesos fresco y seco por separado. Estos datos sirvieron para hacer los cálculos respectivos. Para la determinación de la biomasa de las partes subterráneas se sacaron cilindros de tierra de un diámetro de 14 cm y de una longitud de 30 cm. Se lavaron las raíces con agua corriente, se secaron a una temperatura de 105° C determinándose los pesos secos. No se separaron raíces vivas y muertas.

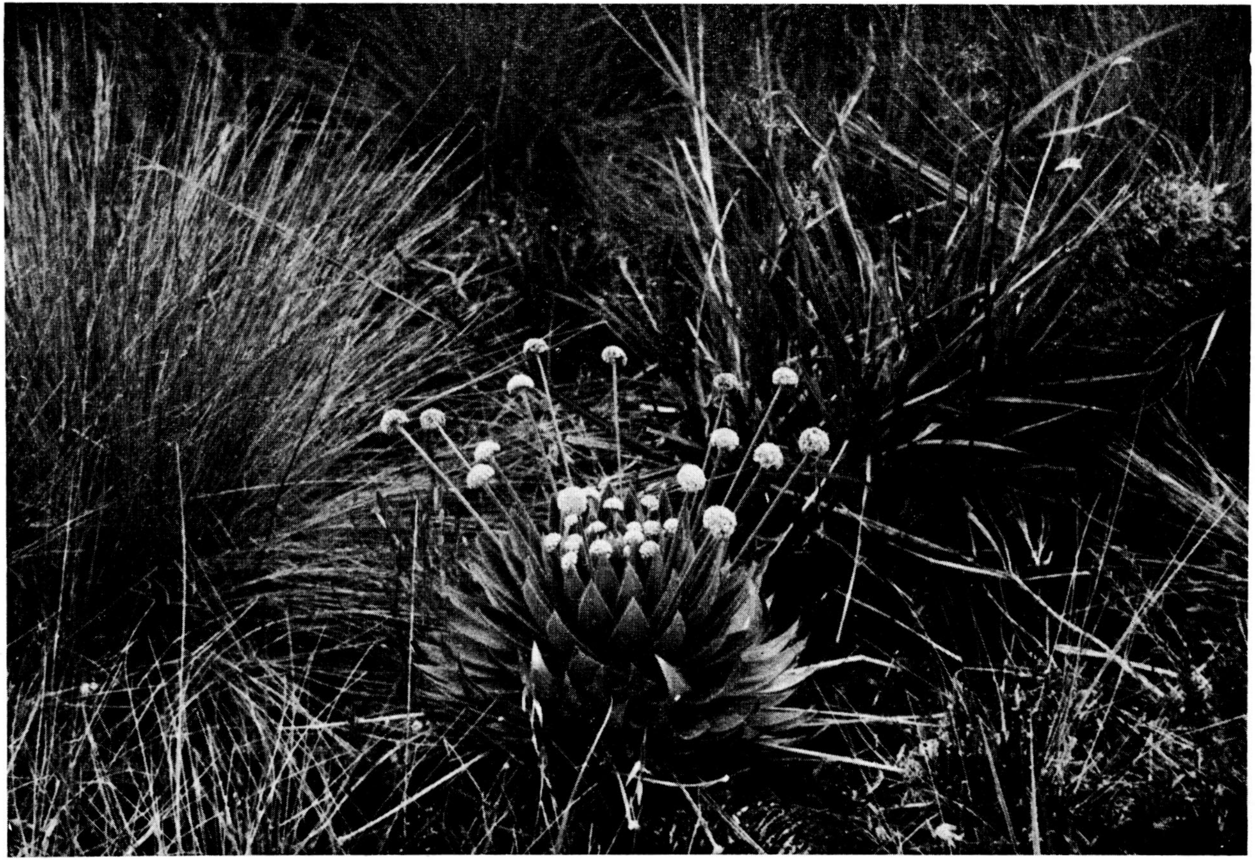

Figura 1. *Paepalanthus columbiensis* (centro) y *Calamagrostis effusa* (a la izquierda) en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense.*

Para conocer los cambios de la biomasa al cabo de un año se escogieron las especies de *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis*. Generalmente se cosecharon las dos especies una vez al mes, en parcelas que tenían un área de 2 m^2. Siempre se recogieron cinco muestras paralelas, de áreas no utilizadas anteriormente. También para estas determinaciones fue necesaria una separación de partes vivas y muertas. En el caso de *Paepalanthus* se determinaron además los pesos de los tallos, de las hojas y de las flores por separado. El secado del material se realizó a una temperatura de 105° C.

En la determinación de la clorofila total se utilizaron muestras homogenizadas de *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis*, material empleado igualmente en el análisis de la productividad. 2 g de material finamente molido y tamizado se dejaron en extracción en acetona al 85% durante un período de 24 - 48 horas a baja temperatura y al abrigo de la luz. Se siguió a continuación el método del AOAC (1965) para la medición de la clorofila total, como también se empleó el coeficiente de COMAR y ZSCHEILE indicado en dicho manual:

$$Cl_t = 7{,}42 \log 10 \frac{Ia}{I} (660 \text{ nm}) + 16{,}8 \log 10 \frac{Io}{I} (642{,}5 \text{ nm}).$$

Simultáneo al trabajo mencionado se secaron muestras a 105° C para los cálculos por unidad de peso seco.

En un último experimento se determinó la productividad de *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis* después de cosechar totalmente las partes aéreas de las dos especies sobre áreas marcadas de un tamaño de 2 m^2 cada una. Otra vez se trabajó con cinco paralelas. Después de 284 días (asociación degradada de *Diplostephium revolutum* y asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense)* y 240 días (asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata)* se recolectaron todas las plantas desarrolladas hasta la fecha y se determinaron la cantidad de material vivo y muerto y los pesos secos.

DETERMINACION DE LA BIOMASA TOTAL

Los datos obtenidos por las determinaciones de la biomasa total están indicados en la tabla 1. El mayor desarrollo de las partes aéreas se encontró en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*. Este resultado se basa en el porcentaje particularmente alto de plantas leñosas y el crecido número de plantas de *Espeletia grandiflora* en esta asociación. Siguió a ésta la asociación degradada de

Diplostephium revolutum que muestra los valores más altos en hierbas y musgos. Estos últimos encuentran favorables condiciones de crecimiento por la permanente humedad del terreno. En cambio, se determinó aquí la cantidad más baja de plantas leñosas. La menor biomasa se halló en la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*. En las tres asociaciones se encontró un alto porcentaje de material vegetal muerto pero aún no descompuesto. Los valores más favorables se determinaron en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*, mientras que para las dos asociaciones restantes la cantidad de material muerto excedió la masa vegetal viva.

Respecto a la biomasa de las raíces se encontraron las mayores cantidades en la asociación degradada de *Diplostephium revolutum* que doblaron casi los valores determinados para las otras dos asociaciones.

LA PRODUCCION DE *PAEPALANTHUS COLUMBIENSIS* Y *CALAMAGROSTIS EFFUSA* DURANTE UN AÑO

La diferente humedad del medio ambiente, donde se desarrollaron las tres asociaciones, influyó sobre la frecuencia y el desarrollo de las dos especies investigadas.

TABLA 1

Biomasa total

Asociación de	Plantas leñosas kg/ha	Hierbas kg/ha	Musgos kg/ha	Masa vegetal verde aérea kg/ha	Masa vegetal muerta aérea kg/ha	Raíces kg/ha
Diplostephium revolutum degradada [1]	305	3.108	1.124	4.537	5.543	34.950
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense* [2]	15.771	2.447	324	18.542	8.062	18.230
Calamagrostis effusa y Altesteinia fimbriata [3]	820	2.196	124	3.140	4.213	18.110

Fechas de recolección: [1] Partes aéreas: Oct. 23, Nov. 5/1971, raíces: julio 8/1971.
[2] Partes aéreas: Nov. 20/1971, raíces: julio 8/1971.
[3] Partes aéreas: Dic. 4/1971, raíces: julio 8/1971.

TABLA 2

Promedios de material seco (g/m²) de *Paepalanthus columbiensis*

Asociación de	Hojas verdes	Tallos	Flores	Total	Hojas secas	% de la biomasa total
Calamagrostis effusa y *Altesteinia fimbriata*	17,8	11,4	0,3 [1]	29,5	58,1	9,3
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense*	29,6	23,0	0,5 [2]	53,1	97,9	2,9
Diplostephium revolutum degradada	29,2	15,9	0,2 [3]	45,3	106,1	10,0

[1] Promedio de un mes.
[2] Promedio de cuatro meses.
[3] Promedio de seis meses.

TABLA 3

Promedios de material seco (g/m²) de *Calamagrostis effusa*

Asociación de	Hojas verdes	Hojas secas	% de la biomasa total
Calamagrostis effusa y Altesteinia fimbriata ...	45,0	106,2	13,4
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense*	60,6	113,0	3,4
Diplostephium revolutum, degradada	10,7	24,4	2,4

Calamagrostis prefirió las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense,* mientras que *Paepalanthus* se desarrollaba mejor en las asociaciones de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* y de *Diplostephium revolutum* degradada (tab. 2 y 3). La menor masa total de *Paepalanthus,* bajo las condiciones húmedas de la asociación de *Diplostephium,* a pesar del mismo peso de las hojas, resulta de un mayor número de individuos de menor tamaño en esta asociación. Estos ejemplares no tenían el tallo tan desarrollado como las plantas grandes. Ambas especies representan un porcentaje relativamente alto de la biomasa total en la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata.* Al contrario, por la vegetación más frondosa, forman solamente una pequeña parte en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* a pesar del mayor peso seco.

Las cantidades de material seco, determinadas mensualmente, mostraron apreciables diferencias en el curso del año, como lo indican las figuras 2 y 3. Pero no fue posible establecer diferencias significativas entre los promedios mensuales por el cálculo estadístico, debido a la gran variación entre las pruebas paralelas. Esto puede decirse tanto para *Calamagrostis effusa* como para *Paepalanthus columbiensis*. Las plantas producidas en el período de la investigación reemplazaron sólo las partes muertas en el mismo espacio.

Contenido de clorofila en *Paepalanthus columbiensis* y *Calamagrostis effusa*.

Los valores medios mensuales de clorofila determinados en las especies mencionadas son los siguientes:

TABLA 4

Promedios de la concentración de clorofila (g/m²)

Asociación de	*Calamagrostis*	*Paepalanthus*
Calamagrostis effusa y *Altesteinia fimbriata*	0,42	0,16
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense*	0,56	0,26
Diplostephium revolutum, degradada	0,09	0,24

Estos datos reflejan la frecuencia de la especie respectiva en la asociación correspondiente. La cantidad mínima de pigmento se obtuvo en la gramínea de la asociación degradada de *Diplostephium revolutum*; en contraste la misma especie tenía los valores máximos en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*, donde las macollas presentaban un mayor porte. En el caso de *Paepalanthus* el contenido mínimo de pigmento fotosintético se halló en la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*. En la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* la eriocaulácea al igual que la gramínea formaron las más altas cantidades de pigmento por unidad de m².

En el período de octubre a diciembre el contenido de clorofila en ambas especies era menor (fig. 2 y 3), acentuándose en *Paepalanthus*, donde la disminución continuó hasta el mes de febrero en las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Diplostephium revolutum* degradada. De febrero a mayo *Calamagrostis* aumentó considerablemente el contenido de pigmento fotosintético en las asociaciones de *Cala-*

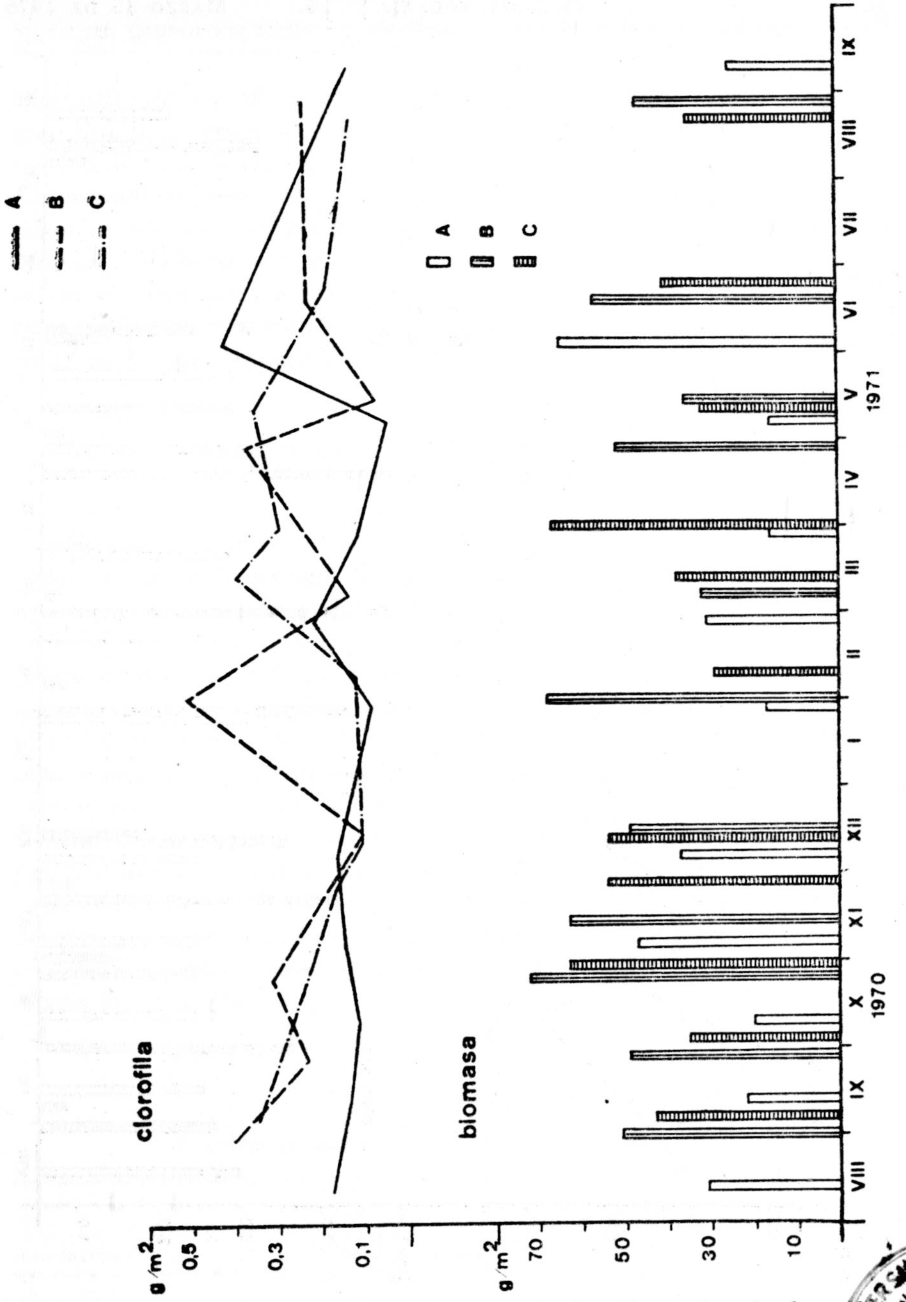

FIGURA 2. Variación del peso seco y concentración de clorofila en *Paepalanthus columbiensis* durante un año.

A: Asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*; B: Asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*; C: Asociación degradada de *Diplostephium revolutum*.

UNIVERSIDAD

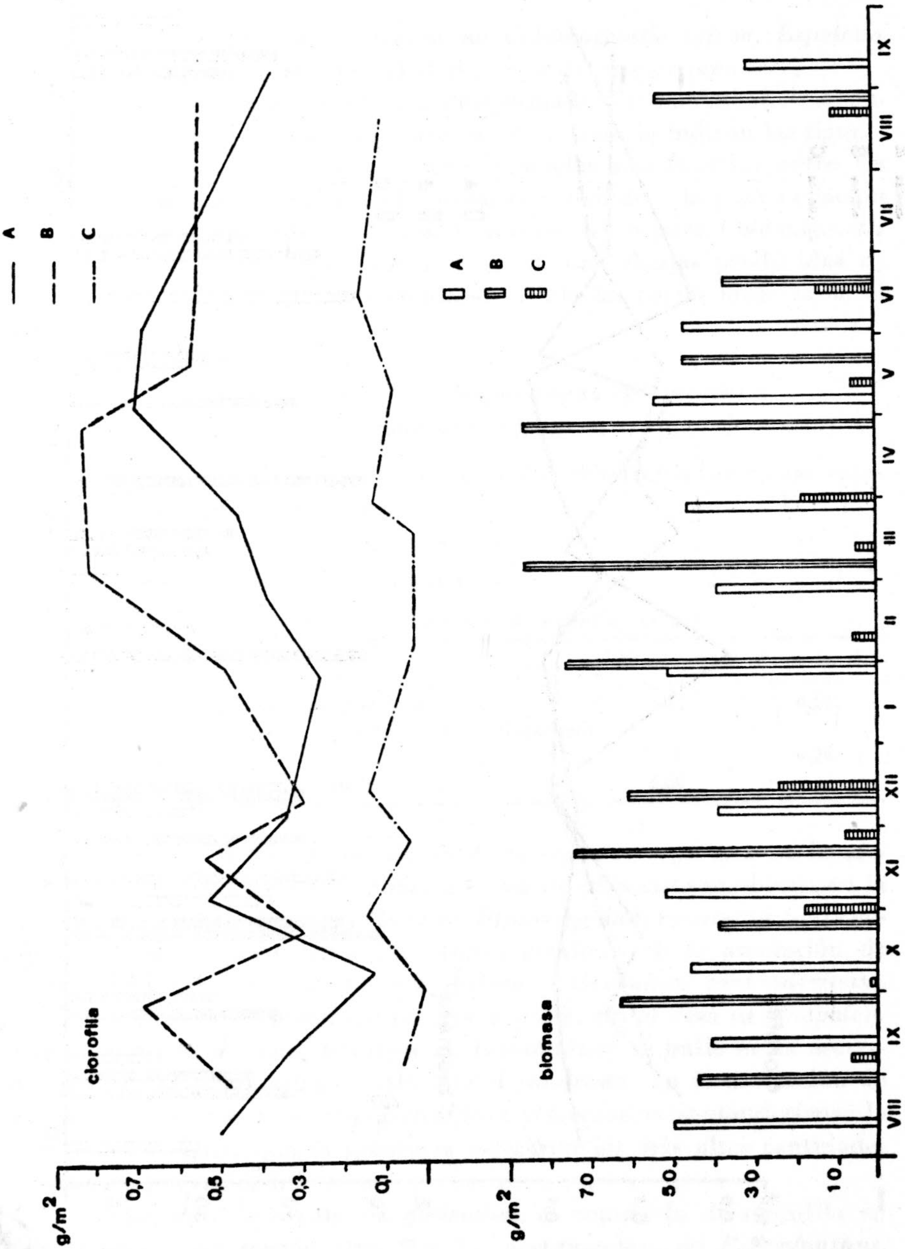

FIGURA 3. Variación del peso seco y concentración de clorofila en *Calamagrostis effusa* durante un año. A: Asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*; B: Asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*; C: Asociación degradada de *Diplostephium revolutum*.

magrostis effusa y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*; en el último caso se encontró el valor más alto de clorofila. En contraste, en la asociación degradada de *Diplostephium revolutum* no se apreciaron alteraciones similares. La cantidad de pigmento clorofílico en *Paepalanthus* (fig. 2) en los meses de febrero a junio mostró oscilaciones en las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense,* sólo notándose un incremento definido en la asociación degradada de *Diplostephium revolutum.*

VELOCIDAD DE CRECIMIENTO DE *PAEPALANTHUS COLUMBIENSIS* Y *CALAMAGROSTIS EFFUSA*

Una comparación de los datos de la velocidad de crecimiento entre *Calamagrostis* y *Paepalanthus* muestra claramente que la gramínea se regeneró más rápidamente que la eriocaulácea (tablas 5 y 6). *Paepalanthus* no se localizó en la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* después de 240 días. En las otras dos asociaciones se registraron algunas plántulas, pero el peso seco de ellas representó solamente una muy pequeña parte de la biomasa inicial. El desarrollo de *Calamagrostis* fue más o menos similar en los tres sitios. La menor regeneración de esta especie en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* se atribuye a una pérdida de material vegetal por pastoreo de animales. En cada asociación parte de las hojas desarrolladas en el tiempo del ensayo ya había muerto. El porcentaje menor se determinó en la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense,* el mayor en la asociación degradada de *Diplostephium revolutum.*

TABLA 5

Velocidad de crecimiento de *Paepalanthus columbiensis*

	Biomasa inicial (g/m^2)			Biomasal final			% de crecimiento total
Asociación de	Hojas verdes	Tallo	Total	Hojas secas	Hojas verdes	Hojas secas	
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense*	19,4	28,6	48,0	80,2	0,1	0,1	0,2
Diplostephium revolutum degradada	36,6	18,4	55,0	179,5	0,4	0,1	0,7

TABLA 6

Velocidad de crecimiento de *Calamagrostis effusa*

Asociación de	Biomasa inicial (g/m^2) Hojas verdes	Biomasa inicial (g/m^2) Hojas secas	Biomasa final (g/m^2) Hojas verdes	Biomasa final (g/m^2) Hojas secas	% de crecimiento
Calamagrostis effusa y *Altesteinia fimbriata*	51,3	104,1	15,7	7,2	30,0 [1] (35,5) [2]
Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora y *Geranium santanderiense*	61,9	112,1	12,8	3,5	20,7 [3]
Diplostephium revolutum degradada	18,8	43,3	5,7	5,4	30,3 [3]

[1] Período de crecimiento: 240 días.
[2] Valor calculado para el espacio de 284 días.
[3] Período de crecimiento: 284 días.

DISCUSION

De las tres asociaciones estudiadas, dos tienen aspecto pratense *(Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata; Diplostephium revolutum* degradada), mientras la tercera, la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense*, se parece mucho a los brezales alpinos por la frecuencia de subarbustos en la vegetación. Al comparar la biomasa de las partes aéreas de las dos asociaciones dominadas por gramíneas y hierbas con la de prados sin cultivar de regiones de clima templado o subtropical, se nota que los últimos tienen o una biomasa menor (KLAPP 1951, ZÜRN 1953, OVINGTON, HEITKAMP y LAWRENCE 1963, PORTER 1967) o similar (PEARSALL y NEWBOULD 1957, PENFOUND 1964, GROVES 1965) a las asociaciones paramunas. Estudios de la productividad de brezales se realizaron en Norteamérica (WHITTAKER 1963), en Australia (SPECHT, RAYSON y JACKMAN 1958, GROVES 1965, GROVES y SPECHT 1965) y en los alpes austríacos (LARCHER, CERNUSCA y SCHMIDT 1973). Una comparación de los datos muestra en la mayoría de los casos una mayor biomasa para el frailejonal.

Para una explicación de las diferencias en la biomasa de las tres asociaciones hay que recurrir a factores edáficos. Se excluyen variaciones climáticas por la reducida extensión del terreno en que se encuentren los tres tipos de vegetación. Diferencias considerables se notaron en el contenido de agua del suelo, sobre todo entre las asociaciones de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* y de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y la de *Diplostephium revolutum* degradada (R. Schnetter, Lozano-C., M. L. Schnetter y Cardozo G. 1975). En el último sitio, el suelo estaba frecuentemente saturado con agua. De esta situación resulta seguramente una disminución de la concentración de oxígeno en el suelo que influye sobre el crecimiento y la forma del sistema radical. En esta asociación las raíces son numerosas pero extraordinariamente delgadas, formando un fieltro muy denso. Por esto resulta el porcentaje alto de biomasa subterránea. Como estaba destruída la vegetación original en aquel sitio, en el estado actual la biomasa de las partes aéreas no llega a los valores que pueden esperarse para la asociación clímax de *Diplostephium revolutum.* La cantidad de agua en el suelo de la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* era solamente un poco más baja a la del suelo de la asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense.* Pero unas pocas determinaciones del punto de marchitamiento (R. Schnetter, Lozano-C., M. L. Schnetter y Cardozo G. 1975) muestran que algunas especies, p. e. *Espeletia grandiflora,* alcanzan este punto ya a concentraciones de agua relativamente altas. En el terreno inclinado de la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* se puede llegar a estos valores en los períodos más secos. Por eso especies sensibles a épocas con menor humedad no pueden imponerse en aquel sitio. También Herrmann (1971) indica que la ausencia de especies del género *Espeletia* en algunas regiones altas de la Sierra Nevada de Santa Marta puede ser a consecuencia de períodos secos. Otra advertencia a la reacción sensible de especies paramunas a oscilaciones de la humedad es la baja en la concentración de clorofila en los meses con menor cantidad de lluvias en las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense.*

El estudio presente no permite conclusiones respecto a la productividad total de la comunidad vegetal, debido a que la determinación del cambio de biomasa en el transcurso del año sólo se realizó en *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis.* Las oscilaciones de la concentración de clorofila que según Medina y Lieth (1964) presentan un buen indicador para cambios de la productividad, permiten concluir que sobre todo *Calamagrostis* se vio afectado en su estado fisiológico en la época con menor cantidad de precipitaciones en las asociaciones de *Calamagrostis* *effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense.* Pero OVINGTON y LAWRENCE (1967) señalan que un cambio en la concentración de clorofila no necesariamente esté acoplado con una variación en la productividad. En nuestro caso no podemos demostrar un cambio en la biomasa durante el período de la investigación y por eso tampoco probamos una producción neta. Pero los resultados obtenidos en el estudio sobre la velocidad de crecimiento de las dos especies indican un crecimiento muy lento a esta altura. Observaciones similares hizo DOCTERS VAN LEEUWEN (1933) en montañas altas de Java. Posiblemente el término de un año no sea suficiente para comprobar una producción neta.

RESUMEN

En el Páramo de Cruz Verde (Departamento de Cundinamarca) se realizaron estudios sobre la biomasa en las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata*, de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* y de *Diplostephium revolutum* degradada y sobre la productividad y el contenido de clorofila de *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis* durante los años de 1970 y 1971.

La asociación de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense* mostró la mayor biomosa aérea, ocasionada por el mayor porcentaje de plantas leñosas en la vegetación. En segundo lugar siguió la asociación degradada de *Diplostephium revolutum,* pero con valores claramente inferiores. Aquí se destacó la considerable cantidad de musgos. Los valores menores se encontraron en la asociación de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata.* La mayor biomasa subterránea se obtuvo en la asociación degradada de *Diplostephium revolutum,* mientras en las dos asociaciones restantes sólo se determinó poco más de la mitad de la cantidad hallada en el terreno húmedo.

Transcurrido un año no se pudo comprobar un cambio en el peso seco de *Calamagrostis* y *Paepalanthus,* así que la producción neta fue nula durante el período de la investigación.

De octubre a enero se observó en *Calamagrostis* una disminución del contenido de clorofila en las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Altesteinia fimbriata* y de *Calamagrostis effusa, Espeletia grandiflora* y *Geranium santanderiense.*

La determinación del material seco de *Calamagrostis* y *Paepalanthus,* crecido sobre parcelas previamente cosechadas, dio por resultado un mejor poder de regeneración para *Calamagrostis.* Pero en el lapso de nueve meses creció como máximo sólo una tercera parte de la cantidad inicialmente presente.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Páramo de Cruz Verde (Depto. Cundinamarca) wurden in den Jahren 1970 und 1971 in der *Calamagrostis effusa - Altesteinia fimbriata* - Gesellschaft, der *Calamagrostis effusa - Espeletia grandiflora - Geranium santanderiense* - Gesellschaft und einer degradierten *Diplostephium revolutum* - Gesellschaft die Biomasse bestimmt und Untersuchungen der Produktivität und des Chlorophyllgehaltes von *Calamagrostis effusa* und *Paepalanthus columbiensis* durchgeführt.

Die *Calamagrostis effusa - Espeletia grandiflora - Geranium santanderiense* - Gesellschaft wies die gröβte oberirdische Biomasse auf, was auf den groβen Anteil an Holzpflanzen in der Vegetation zurückzuführen ist. An zweiter Stelle, aber mit deutlich geringeren Werten, folgte die degradierte *Diplostephium revolutum* - Gesellschaft, die sich durch einen hohen Moosgehalt auszeichnete. Die niedrigsten Werte fanden sich in der *Calamagrostis effusa - Altesteinia fimbriata* - Gesellschaft. Die gröβte unterirdische Biomasse wurde in der degradierten *Diplostephium revolutum* - Gesellschaft bestimmt, während die beiden übrigen Gesellschaften nur wenig mehr als die Hälfte der Wurzelmasse, die in dem feuchten Gebiet gefunden worden war, aufwiesen.

Nach Ablauf eines Jahres konnte keine Änderung des Trockengewichtes von *Calamagrostis* und *Paepalanthus* nachgewiesen werden, so daβ die Nettoproduktion während des Untersuchungszeitraumes null war.

Von Oktober bis Januar wurde bei *Calamagrostis* in der *Calamagrostis effusa - Altesteinia fimbriata* - Gesellschaft und der *Calamagrostis effusa - Espeletia grandiflora - Geranium santanderiense* - Gesellschaft eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes beobachtet.

Aus der Bestimmung der Trockensubstanz von *Calamagrostis* und *Paepalanthus*, die auf vorher abgeernteten Flächen gewachsen waren, geht hervor, daβ *Calamagrostis* eine bessere Regenerationsfähigkeit besitzt als *Paepalanthus*. Doch wuchs innerhalb von neun Monaten nur maximal ein Drittel der ursprünglich vorhandenen Grasmenge nach.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a la Licenciada Mary de Cardozo por su colaboración en los análisis de laboratorio.

BIBLIOGRAFIA

ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS: Official methods of the association of official agricultural chemists. 10. ed., Washington, 1965.

BRAY, J. R.: The primary productivity of vegetation in central Minnesota/USA and its relationship to chlorophyll content and albedo. En: H. LIETH: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke, pp. 102 - 108, Stuttgart, 1962.

DE LAS SALAS, G.: Eigenschaften und Dynamik eines Waldstandortes im Grenzbereich des immergrünen tropischen Regenwaldes im mittleren Magdalenatal (Kolumbien). Göttinger Bodenkundliche Berichte *27,* 1 - 206, 1973.

DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M.: Biology of plants and animals occurring in the higher parts of Mount Pangrango - Gedeh in West - Java. Verh. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Sekt. II, *31,* 1 - 278, 30 pls., 1933.

GROVES, R. H.: Growth of heath vegetation. II. The seasonal growth of a heath on ground-water podzol at Wilson's Promotory, Victoria. Aust. J. Bot. *13,* 281 - 289, 1965.

GROVES, R. H. y R. L. SPECHT: Growth of heath vegetation. I. Annual growth curves of two heath ecosystems in Australia. Aust. J. Bot. *13,* 261 - 280, 1965.

HERRMANN, R.: Die zeitliche Änderung der Wasserbindung im Boden unter verschiedenen Vegetationsformen der Höhenstufen eines tropischen Hochgebirges (Sierra Nevada de Santa Marta, Kolumbien). Erdkunde *25,* 91 - 102, 1971.

KLAPP, E.: Borstgrasheiden der Mittelgebirge. Ztschr. f. Acker und Pflanzenbau *93,* 400 - 444, 1951.

LARCHER, W., A CERNUSCA y L. SCHMIDT: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. En: H. ELLENBERG: Ökosystemforschung, pp. 175 - 194, Berlin, Heidelberg, New York 1973.

LIETH, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. 156 pp., Stuttgart 1962.

LOZANO-C., G. y R. SCHNETTER: Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales. Caldasia *11* (54), 1976.

MEDINA, E. y H. LIETH: Die Beziehung zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. Beitr. Biol. Pflanzen *40,* 451 - 494, 1964.

OVINGTON, J. D., D. HEITKAMP y D. B. LAWRENCE: Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in Central Minnesota. Ecology *44,* 52 - 63, 1963.

OVINGTON, J. D. y D. B. LAWRENCE: Comparative chlorophyll and energy studies of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems. Ecology *48,* 515 - 525, 1967.

PEARSALL, W. H. y P. NEWBOULD: Production ecology. IV. Standing crops of natural vegetation in the subarctic. J. of Ecology *45,* 593 - 599, 1957.

PENFOUND, W. T.: Effects of denudation on the productivity of grassland. Ecology *45,* 838 - 845, 1964.

PORTER, C. L.: Composition and productivity of a subtropical prairie. Ecology *48,* 937 - 942, 1967.

SCHNETTER, R., G. LOZANO-C., M. L. SCHNETTER y H. CARDOZO G.: Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. Caldasia *11* (54), 1976.

SPECHT, R. L., P. RAYSON y M. E. JACKMAN: Sark Island Heath (Ninety-Mile Plain, South Australia). VI. Pyric succession: Changes in composition, coverage, dry weight and mineral nutrient status. Austr. J. Bot. *6,* 59 - 88, 1958.

STEUBING, L.: Pflanzenökologisches Praktikum. 262 pp., Berlin, Hamburg 1965.

VARESCHI, V.: Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. Planta *40,* 1 - 35, 1951.

— Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. *14,* 121 - 173, 1953.

WHITTAKER, R. H.: Net production of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains. Ecology *44,* 176 - 182, 1963.

ZÜRN, F.: Leistungsgrenzen auf hochalpinem Grünland. Die Bodenkultur *7,* 225 - 238, 1953.